Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien
(Vorstand Univ.-Prof. Dr. W. KÜHNELT)

Diskontinuität von Stoffwechsel, Atmung und Kreislauf bei trockenschlafenden Heliciden

Von HERBERT NOPP

Mit 6 Abbildungen im Text

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturwissenschaftl. Klasse am 19. März
durch das w. M. Wilhelm Kühnelt)

Die Landschnecken vermögen im Zustand des Trockenschlafes je nach der ökologischen Valenz der Art zum Teil erstaunlich lange ohne Wasser- und Nahrungsaufnahme am Leben zu bleiben und in diesem Zustand obendrein niedriger relativer Luftfeuchtigkeit und hohen Temperaturen zu widerstehen. Wenn auch die Angaben über jahrzehntelangen Trockenschlaf von Stylommatophoren häufig einer Prüfung nicht standhalten (eine kritische Sichtung derartiger Fälle stellte COMFORT 1957 zusammen), so sind auch die gesicherten und leicht nachprüfbaren Angaben von mehrjährigem Trockenschlaf xerophiler Arten noch bemerkenswert genug.

Während die Frage des stark reduzierten Wasserverlustes solcher Individuen seit langem intensiv bearbeitet wurde (KÜNKEL 1916, PUSSWALD 1947, GEBHARDT-DUNKEL 1953, MACHIN 1964, 1965, 1966), fand das Problem des aus naheliegenden Gründen auch stark verringerten Stoff- und Energiewechsels etwas geringere Aufmerksamkeit. Es ist leicht einzusehen, daß der Energievorrat (meist Glykogen) bei jahrelangem Trockenschlaf offenbar nur in sparsamster Weise verbraucht werden kann. Nun wurde der Sauerstoffverbrauch von Landschnecken zwar häufig im Zustand des Trockenschlafes gemessen, weil sie dabei nicht umherkriechen und man einen „basalen“ Stoffwechsel zu messen vermeinte, die derart gewonnenen Werte des Sauerstoffverbrauchs erscheinen aber meist immer noch relativ hoch im Vergleich dazu, wie lange manche Arten im Trockenschlaf zu überleben vermögen. Da aber

schon aus früheren Beobachtungen (NOPP 1965) bekannt ist, daß trockenschlafende Pulmonaten mit Hilfe recht empfindlicher Sinnesorgane ständig über bestimmte Parameter ihrer Umgebung informiert sind und auf mitunter geringfügige Änderungen mit Änderungen der Stoffwechselintensität, der Kreislaufleistung u. a. reagieren, so erscheint es wahrscheinlich, daß ein Teil der Messungen des Stoffwechselniveaus des Trockenschlafes zu hohe Werte brachten. Dies umso mehr, als bei den meisten Untersuchungen gewisse Manipulationen (Erschütterung, Vibration) und eine höhere Luftfeuchtigkeit von der Meßmethode her mitgegeben sind.

Wenn auch der Rekord indischer Prosobranchier (*Pila virens* überlebt im Trockenschlaf ½ Jahr in reiner Stickstoffatmosphäre; MEENAKSHI 1956, 1958) von Pulmonaten vermutlich nicht erreicht wird, so dürfte doch der normale Trockenschlaf-Stoffwechsel xerophiler Arten unter ungestörten Bedingungen zeitweilig extrem tiefe Werte erreichen. Aus diesem Grunde wurden nachfolgend einige Versuche zusammengestellt, die in diese Richtung weisen.

Material und Methode

Die verwendeten *Helicigona käufeli* (KNIPPER) stammten vom N-Hang des Taygetos (Griechenland; ca. 2000 m Seehöhe) und wurden mir von Prof. KÜHNELT zur Verfügung gestellt, wofür ich mich an dieser Stelle herzlich bedanken möchte.

Eobania vermiculata (O. F. MÜLLER) und *Helix aspersa* (O. F. MÜLLER) wurden in Istrien bzw. Dubrovnik gesammelt. Die Haltungsbedingungen wurden bei NOPP (1965) beschrieben. Für Untersuchungen des Herzschlags wurden solche Individuen verwendet, deren Schalen noch so wenig verkalkt waren, daß eine Beobachtung des Herzschlags bei günstiger Beleuchtung am intakten Tier möglich war. Dies ist bei Jungtieren von *H. aspersa* bis zu einer Schalenbreite von 2,5 bis 3 cm und bei *E. vermiculata* bis zu einer solchen von 1,5 (höchstens 2 cm) der Fall.

Sauerstoffmessungen wurden in modifizierten Plastik-Respirometern nach SCHOLANDER vorgenommen. Die Feststellung der Frequenz des Herzschlags und der Pneumostombewegungen erfolgte so, daß die Tiere in oben offene Glasröhren gebracht wurden und sich an der Wand festhefteten und in Trockenschlaf verfielen. In diesem Zustand wurden sie in den Glasröhren ins Wasserbad eingehängt und so orientiert, daß eine Beobachtung der Atembewegungen oder des Herzschlags möglich war. Als Maß für die Intensität der äußeren Atmung wurde die stündliche Öffnungszeit

des Spiraculums und dessen jeweiliger Durchmesser festgehalten, zur Feststellung der Herzfrequenz wurde jeweils die Zeit für 10×10 Herzschläge gestoppt und gemittelt.

Ergebnisse

1. Ganztieratmung. Die Tatsache der Stoffwechselsenkung am Beginn des Trockenschlafs ist seit langem bekannt. Abb. 1 gibt als Beispiel den zeitlichen Verlauf der Senkung der Ganztieratmung von *Helicigona käufeli* innerhalb der ersten zwei Wochen des Trockenschlafs wieder. Mittelwertsdarstellungen in derartigen Abbildungen geben insofern ein etwas verfälschtes Bild der tatsächlichen Verhältnisse wieder, als auch bei wochenlangem Trockenschlaf die Streuung der Einzelmessungen ziemlich groß ist, und zwar auch bei ein- und demselben Tier von Messung zu Messung (Meßdauer 2—4 Std.). Einem extrem niedrigen Wert des Sauerstoffverbrauchs kann schon bei der nächsten Messung desselben Tieres ein überdurchschnittlich hoher Wert folgen. Diese Art wiederholter Messungen an individuell gekennzeichneten Versuchstieren legte schon von sich aus die Annahme nahe, daß die gewon-

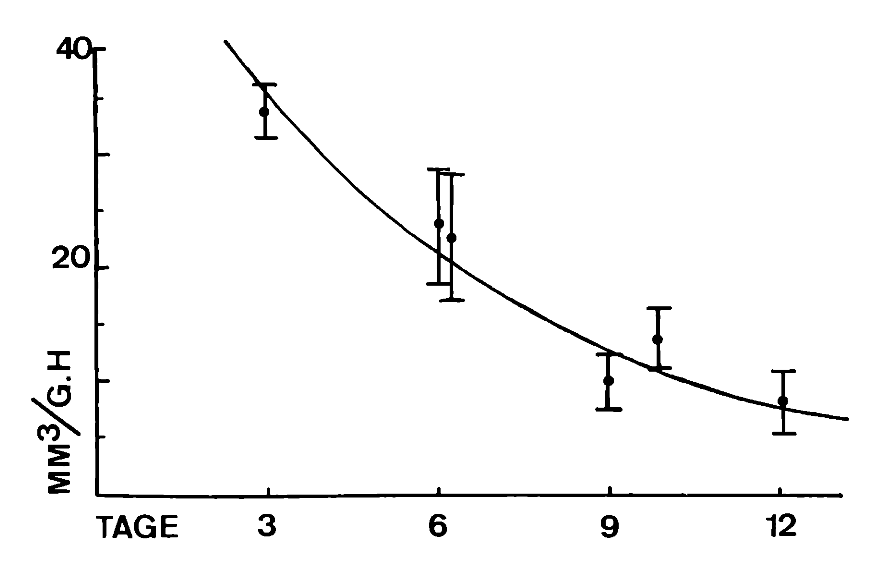


Abb. 1. Abnahme des Sauerstoffverbrauchs während der ersten Tage des Trockenschlafs von *Helicigona* (*Cingulifera*) *käufeli* KNIPPER 1939. μl $O_2/g \cdot h$ gegen Zeit aufgetragen; Mittelwert $\pm$ Standardabweichung ($N = 5$).

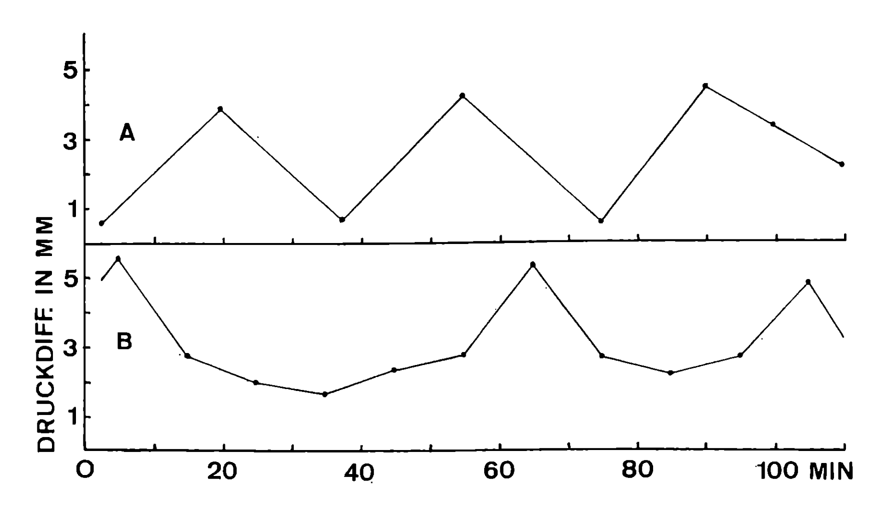


Abb. 2. Sauerstoffverbrauch zweier adulter *H. aspersa* nach 2- bzw. 4wöchigem Trockenschlaf. A: Meßtemperatur 30° C, Adaptationstemperatur 20° C; B: Meß- und Adaptationstemperatur 20° C. Ordinate: Druckdifferenzen in willk. Einheiten; Abszisse: Zeit.

nenen Mittelwerte nur die ungefähre Stoffwechselsituation des jeweiligen Zustandes der Versuchstiergruppe charakterisieren, um das die Einzelwerte mehr oder weniger regelmäßig schwanken. Gestützt wird diese Auffassung durch die Tatsache, daß der Sauerstoffverbrauch bei längerem Trockenschlaf keineswegs immer linear verläuft, wenn man die Versuchstiere schon 2—3 Tage vor der Messung in die Respirometer einbringt oder sie durch Temperaturbelastung (Messung bei 30° C, Adaptationstemperatur 20° C) zu zusätzlicher Stoffwechselsenkung veranlaßt. Unter diesen Bedingungen läßt sich nämlich gar nicht selten eine deutliche Diskontinuität der Druckänderungen im Respirometer beobachten (Abb. 2). Diese Rhythmik des Sauerstoffverbrauchs kann größenordnungsmäßig mit den Atmungsperioden der normalen Ventilationsatmung übereinstimmen (5—15 min; Abb. 2 A), sie kann aber bei längerem, ungestörtem Trockenschlaf stark verlangsamt werden (Beispiel Abb. 2 B).

Wegen der erwähnten Störungen, vor allem der hohen rel. Luftfeuchtigkeit während der Messungen, wurde nach Möglichkeiten gesucht, unter konstanten und möglichst ungestörten Bedingungen Parameter der Stoffwechselintensität trockenschlafender Individuen messend zu verfolgen.

2. Äußere Atmung. Im aktiven Zustand, d. h. wenn die Tiere Nahrung aufnehmen oder herumkriechen, erfolgt bei den Stylommatophoren die Erneuerung der Luft in der Lunge teils durch Diffusion, hauptsächlich aber durch aktive Ventilation (Maas 1939, Meng 1962), wobei durch Bewegungen des Lungenbodens das Lungenvolumen verändert wird. Vor dem Ausatmen wird die Atemöffnung (Pneumostom) geschlossen und das Lungenvolumen verkleinert, wodurch in der Lunge ein Überdruck von $^1/_{25}$ atm (Maas 1939) entsteht. Durch plötzliches Öffnen der Atemöffnung leert sich die Lunge teilweise und wird bei der nachfolgenden Senkung des Lungenbodens (Vergrößerung des Volumens) wieder gefüllt. Über nervöse Verbindungen wird die Herzschlagrate vor dem Ausatmen verlangsamt und während des Einatmens beschleunigt, so daß die Herzfrequenz in dieser Phase der intensiven Ventilationsatmung regelmäßigen Schwankungen unterliegt (Ysseling 1931, Meng 1962). Wenn die Tiere halb eingezogen ruhig sitzen oder Aufhängehäute bilden und sich ins Gehäuse zurückziehen, sei es nun während einer Fraßperiode tagsüber, sei es am Beginn einer Trockenschlafperiode, so nimmt die Zahl der stündlichen Ventilationen bei ungestörten Verhältnissen stark ab; das Atemloch bleibt zunächst ± dauernd offen und schließt sich nur gelegentlich für kürzere Zeit, offenbar als Einleitung einer Exspiration. Die Weite der Atemöffnung dürfte in diesem Zustand neben inneren Faktoren (nämlich dem Ausmaß der Stoffwechseldrosselung) auch von äußeren Faktoren (z. B. RF) kontrolliert werden (s. Wit 1933, Ysseling 1931). Die atmungsbedingten Perioden der Herzschlagrate nehmen parallel dazu an Länge zu, sie dauern bei halbwüchsigen Eobanien und *H. aspersa* in dieser frühen Phase des Trockenschlafs etwa 5—30 min.

Je nachdem, ob es sich um eine mehr hygrophile oder mehr xerophile Art handelt, dauert diese Phase verschieden lange. Bei hygrophilen Arten wie *Arianta arbustorum* bleibt diese Situation während des ganzen Trockenschlafes bis zum Tod des Tieres fast unverändert (d. i. bei 20—24°C und 30—40% RF nach 4—6 Wochen), während bei xerophilen Arten wie *Eobania* und *H. aspersa* die Drosselung des Gesamtstoffwechsels und damit auch der äußeren Atmung innerhalb von 2—5 Tagen weiter fortschreitet, so daß schließlich das Pneumostom nur mehr gelegentlich geöffnet wird. Der weitgehende Verschluß des Pneumostoms in dieser Phase dürfte nicht nur der peripheren Drosselung des Austausches der Atemgase, sondern in gleichem Maße der Senkung des Wasserdampfverlustes dienen, worauf schon Kühnelt (1955) besonders hingewiesen hat und was durch den geringen Wasserverlust an

der Manteloberfläche trockenschlafender Tiere (MACHIN 1966) bestätigt wird. Da erwachsene Individuen der beiden genannten Arten bei längerem Trockenschlaf neben Aufhängehäuten meist undurchsichtige (kalkinkrustierte) Verschlußhäute bilden, was die weitere Beobachtung der Pneumostombewegungen verhindert, wurden zur Illustration des eben Ausgeführten für die Abb. 3 und 4 halbwüchsige Tiere gewählt, die weniger Neigung zur Ausbildung von Verschlußmembranen zeigen. Die Tiere A und B der Abb. 3 hatten zum Zeitpunkt der Registrierung 6 bzw. 12 Tage im Trockenschlaf verbracht, das Tier C 5—6 Wochen (20°C, 30—40% RF). Während die stündliche Öffnungszeit bei A und B 1000—2000 sec/h ausmacht, ist sie bei C auf etwa 50 sec/h gesunken. Die Abb. 3 mag weiters für die mehrfach beobachtete Tatsache als Beispiel dienen, daß beim einzelnen Tier das Muster der Atembewegungen über Stunden, mitunter auch über Tage ähnlich bleibt. Bemerkenswert ist noch, daß der Durchmesser des Pneumostoms in der Öffnungsphase nur mehr 0,5 bis 1,5 mm ausmacht (maximaler Durchmesser beim aktiven Tier dieser Größe ca. 2,5 mm). Die Weite der Öffnung wird jetzt sicher nicht nur von äußeren Faktoren (WIT 1933, YSSELING 1931) bestimmt, sondern zentral reguliert (s. o.).

Erwachsene Individuen der beiden genannten Arten, besonders von *H. aspersa*, öffnen nach mehrwöchigem Trockenschlaf das

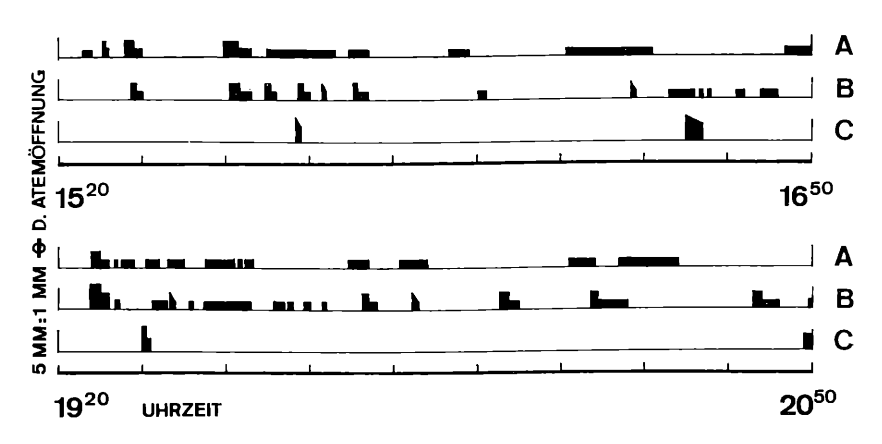


Abb. 3. Äußere Atmung dreier halbwüchsiger Individuen von *Helix aspersa* während zweier Beobachtungsserien an einem Tag. Gehäusedurchmesser 15—30 mm. Die Blöcke geben die Zeit an, innerhalb welcher die Atemöffnung geöffnet war; der Durchmesser der Atemöffnung wird durch die Blockhöhe wiedergegeben (1 mm ∅ = 5 mm Blockhöhe).

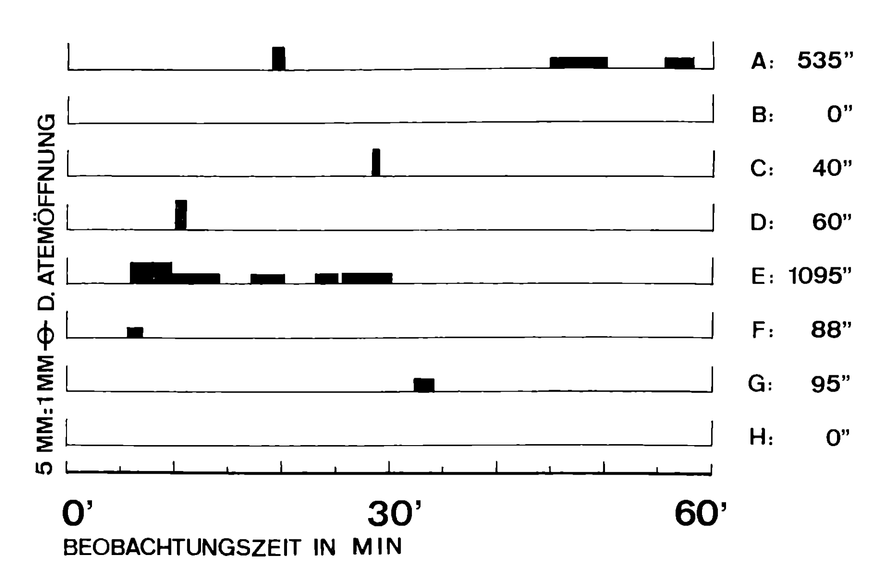


Abb. 4. Atmungsintensität des Tieres C aus Abb. 3 an vier aufeinanderfolgenden Tagen, je zwei Aufzeichnungen (mittags und abends) pro Tag. Legende wie in Abb. 3.

Pneumostom oft mehrere Stunden lang überhaupt nicht. Als Beispiel wurden in Abb. 4 acht Beobachtungsstunden einer *Helix aspersa* (Ø = 3 cm; Tier C der Abb. 3, 6 Wochen Trockenschlaf) wiedergegeben: Während zweier Beobachtungsstunden (B, H) öffnete sich das Pneumostom nicht, vier Stunden (C, D, F, G) erbrachten den für diesen Zustand ungefähr „normalen" Wert von 50—100 sec/h, und während zweier Stunden (A, E) konnte stärkere Atmung (500—1000 sec/h) festgestellt werden. Obwohl ohne selbsttätige Registrierung gearbeitet wurde und die Beobachtung daher nicht lückenlos war, konnte das von Abb. 4 wiedergegebene Bild in den wesentlichen Zügen durch zahlreiche Beobachtungen gestützt werden: Bei wochenlangem Trockenschlaf hält *H. aspersa* die Atemöffnung normal 10—100 sec/h offen, relativ oft kann über 1—3 Std. keinerlei Öffnen des Pneumostoms beobachtet werden; einige Male am Tage, bei extremem Trockenschlaf vielleicht auch nur alle paar Tage, tritt für eine Zeitdauer von ¼ bis zu einigen Stunden eine höhere Atmungsintensität auf. *E. vermiculata* zeigt ähnliche Verhältnisse, unter vergleichbaren Bedingungen drosselt sie die äußere Atmung aber weniger als *H. aspersa*.

Ein eventueller Mechanismus der Atmungsregulation bei Arianta sei noch erwähnt, weil er auch bei anderen Landschnecken vorkommen kann: Im Verlauf mehrwöchiger Sauerstoffmessungen an trockenschlafenden Arianten wurde regelmäßig auch der Abstand des zusammengeschlagenen Mantellappens von der Schalenmündung notiert. Auffallenderweise betrug dieser Abstand bei stärker ausgetrockneten Exemplaren normalerweise 10—15 mm, an einzelnen Tagen dazwischen aber nur 2—5 mm, obwohl den Tieren in den Glasröhren keine Möglichkeiten zur Wasseraufnahme geboten worden waren. Die Lösung brachte ein dünnschaliges Exemplar (forma picea): Die Lunge kann entweder maximal „gebläht" sein und mehr als die Hälfte des letzten Umgangs fast allein einnehmen; oder sie ist auf etwa ein Drittel der Maximalgröße verkleinert, wodurch die Mantellappen von der Mündung entsprechend weiter entfernt sind.

3. Herzschlagrate. Die Herzschlagrate halbwüchsiger Eobanien und *H. aspersa* ergibt ähnliche Tendenzen wie die äußere Atmung. *Helix* zeigt einen Abfall von 1—3 Schlägen/sec (je nach der Tiergröße) im aktiven Zustand bis auf ca. 0,1 Schläge/sec nach mehrwöchigem Trockenschlaf (Größe 2,5—3 cm, 20°C, 30—40% RF). Bei 1,5 bis höchstens 2 cm großen Eobanien unterschreitet die „Normal"-Frequenz selten 0,3 Schläge/sec. Gelegentlich sank bei *Helix aspersa* die Herzfrequenz so stark ab, daß sie auch unter günstigen Bedingungen nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Es ließ sich nicht entscheiden, ob in solchen Fällen tatsächlich ein Herzstillstand eintrat oder nur durch zu niedrige Frequenz die Beobachtung unmöglich wurde (mit geänderter Methode konnten bei tiefen Temperaturen inzwischen an 0,7 cm großen Eobanien Herzfrequenzen von 500 sec/10 Schläge = 0,02 Schläge/sec nachgewiesen werden). Gerade bei besonders niedrigem Niveau der Herzschlagrate traten dann, ähnlich wiederum wie bei der äußeren Atmung, plötzlich wesentlich höhere Werte auf, und zwar bei den rel. kleinen (1,5 cm) Eobanien häufiger als bei *H. aspersa* (2—3 cm). In jenen Fällen, wo durch die günstige Lage des Tieres eine gleichzeitige Beobachtung von Atemöffnung und Herztätigkeit möglich war, ergab sich unter diesen Bedingungen eine gute Korrelation zwischen Atmung (sec Öffnungszeit/h) und Kreislauf (Schläge/sec), wenn auch keine strikt atmungsabhängigen Perioden der Herzschlagrate mehr auftraten.

Auffallend deutlich traten die gelegentlichen „Ausbrüche" von Atmung und Kreislauf bei zusätzlicher Temperaturbelastung (Erwärmung von 20 auf 30°C) auf. Wie schon früher beschrieben, kompensieren *H. aspersa* und *E. vermiculata* eine Temperatur-

erhöhung von 20 auf 30°C innerhalb 2—3 Std. meist ± vollständig, die anfangs verdoppelte Herzfrequenz kehrt nahe an den 20°-C-Wert zurück. Besonders die *Eobania*-Jungtiere konnten aber oft, offenbar je nach dem inneren Zustand zum Zeitpunkt der Temperaturerhöhung, die temperaturbedingte Frequenzsteigerung nicht kompensieren oder sie vermochten das kompensatorisch erreichte, niedrigere Niveau nicht zu halten und zeigten für einige Minuten bis zu einer Viertelstunde Phasen wesentlich erhöhter Frequenz (Abb. 5). Gerade dieses Beispiel legt die Vermutung nahe, die der trockenschlafbedingten und der temperaturkompensierenden Frequenzdrosselung zugrundeliegenden Mechanismen seien ähnlich oder identisch. Das wird bei den erwähnten Temperaturversuchen auch noch in anderer Weise deutlich: Ist die Herzfrequenz trockenschlafender *H. aspersa* vor der Temperatursteigerung relativ hoch, so wird die durch die Erwärmung bedingte Erhöhung nahezu ideal kompensiert (Abb. 6 A, B). Ist sie dagegen vor der Erwärmung sehr niedrig, so kann das bei höherer Temperatur erreichte Niveau nicht mehr kompensatorisch erniedrigt werden (Abb. 6 C, D). Es ist aber zu beachten, daß das 30°-C-Niveau bei (C, D) immer noch niedriger liegt als das 20°-C-Niveau von (A, B).

Betrachtet man die geschilderten Versuche in ihrer Gesamtheit, so ergeben sie das Bild, daß bei den untersuchten xerophilen Heliciden bei längerem Trockenschlaf Stoffwechsel, Kreislauf und Atmung nicht nur stark gedrosselt werden können, sondern daß

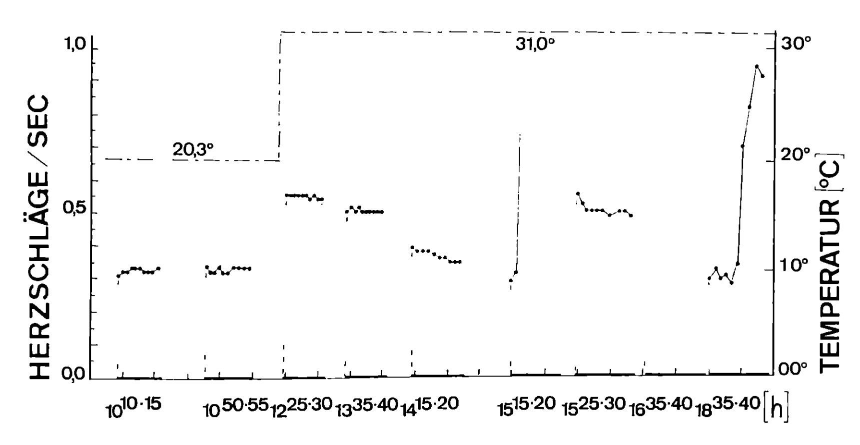


Abb. 5. Temperaturabhängigkeit der Herzschlagrate einer 14 cm großen *Eobania vermiculata*. Eine Registrierperiode ist auf der Abszisse jeweils durch eine verdickte Linie gekennzeichnet und beschreibt die Frequenz bei zehn unmittelbar aufeinanderfolgenden Stoppungen, welche je zehn Herzschläge umfassen.

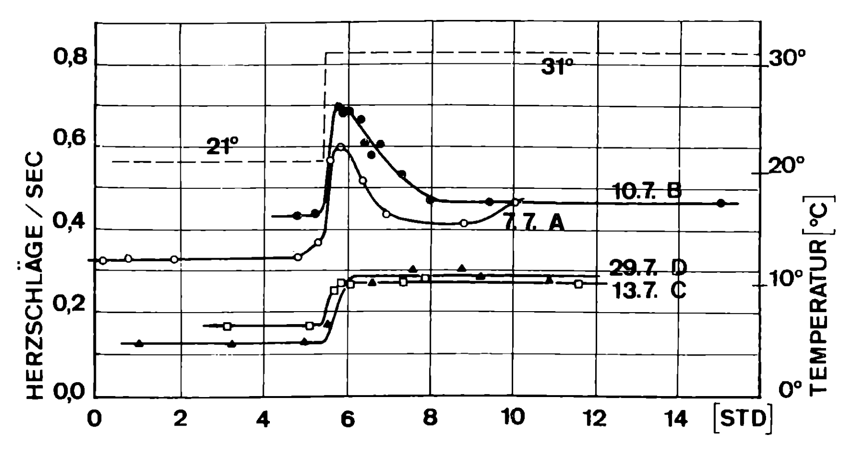


Abb. 6. Temperaturabhängigkeit der Herzschlagrate einer 3 cm großen *H. aspersa* bei länger andauerndem Trockenschlaf. Ordinate: Herzschlagrate; Abszisse: Zeit in Stunden. Die strichlierte Linie gibt den Temperaturverlauf wieder.

dabei eine deutliche Diskontinuität dieser Funktionen auftritt. Es macht den Eindruck, daß die Tiere vorübergehend für Stunden, vielleicht auch für Tage, durch Drosselung der O_2-Zufuhr (äußere Atmung, Kreislauf) unter nahezu anaeroben Bedingungen leben. Stimmt diese Annahme, so könnten die gelegentlichen „Ausbrüche" höherer Atmung und Herzfrequenz dazu dienen, inzwischen angesammelte organische Säuren zu veratmen. Als möglich wird diese Ansicht durch die Befunde von Mehlmann und Brand (1951) ausgewiesen, daß eine Reihe von Basommatophoren stundenlange Anaerobiose ertragen und in dieser Zeit organische Säuren anhäufen. Bei der eingangs erwähnten Deckelschnecke *Pila virens* steigt während der sechsmonatigen Anaerobiose der Milchsäuregehalt von 0,74 mg/g Frischgewicht auf 4,65 mg/g an und wird anschließend wieder abgebaut (Meenakshi 1958). In bescheidenerem Umfang dürften ähnliche Verhältnisse bei xerophilen Landpulmonaten während des Trockenschlafs in mehr oder weniger regelmäßigem Rhythmus vorkommen.

Im Zusammenhang damit ist es besonders interessant, daß bei aktiven Landschnecken seit langem eine rhythmische, endogen bedingte Diskontinuität des Wassergehalts bekannt ist und Beziehungen zwischen Aktivitätsrhythmus und Wasserhaushalt in der Weise bestehen, daß die Neigung zu freiwilliger Inaktivität in den Phasen niedrigen Wassergehalts am größten ist (Howes und Wells 1934, Wells 1944).

Weiters gewinnt die Frage nach der Speicherung und Abgabe des CO_2 während Zeiten stark eingeschränkter oder diskontinuierlicher äußerer Atmung neue Bedeutung: Nach BURTON (1968) ist das Hämocyanin hauptsächlich für den CO_2-Transport des Blutes verantwortlich; das Blut trockenschlafender Schnecken enthält mehr CO_2 und weniger Bicarbonat als das Blut aktiver Tiere. Dies stimmt gut mit älteren Angaben von DUBOIS (1900), BELLION (1909) und DUVAL (1929) (alle zit. n. KÜHNELT 1932) überein, führt aber andererseits weiter zu der Frage, ob Schwankungen des Hämocyaningehalts mit Phasen gedrosselter äußerer Atmung und damit der Notwendigkeit erhöhter CO_2-Speicherkapazität korreliert sind. Die Arbeit von WEISCHER (1965) über die jahreszeitlichen Änderungen im Blut der Weinbergschnecke läßt dies vermuten, müßte in dieser Hinsicht aber zu einer detaillierten Untersuchung des Hämocyaningehalts bei genau definierten Aktivitätsphasen ausgeweitet werden. Dabei ist allerdings zu beachten, daß nach einer neueren Arbeit ein (kleinerer) Teil des CO_2 trockenschlafender Schnecken (*Otala lactea*) nicht über die Lunge, sondern durch die Schale abgegeben werden kann (SPEEG und CAMPBELL 1968), so daß u. U. trotz diskontinuierlicher äußerer Atmung ein Teil des gebildeten CO_2 kontinuierlich abgegeben wird.

Schließlich regen die dargelegten Verhältnisse zu neuen Untersuchungen der Kalklösung durch Landschnecken an. Diese geht so vor sich, daß in wasserreichem Zustand einige Arten auf Kalkflächen im Kriechen innehalten und mit breit abgeplattetem Fuß und mehr oder weniger eingezogenem Kopf samt Tentakeln einige Stunden bis Tage an derselben Stelle ruhig sitzen bleiben; dabei ätzen sie mit Hilfe der im Fußschleim gelösten Atmungskohlensäure den Kalk an und nehmen ihn in die Fußsohle auf (KÜHNELT 1932). Im Hinblick auf das oben Ausgeführte liegt es nahe, einige schon in der soeben zitierten Arbeit genannte Zusammenhänge zu prüfen, nämlich in welchem Ausmaß dabei die äußere Atmung im Verhältnis zur Zellatmung eingeschränkt, der CO_2- und vielleicht auch der Hämocyaningehalt des Blutes erhöht wird bzw. allgemein ob und wie sich der CO_2- und HCO_3^--Gehalt des Blutes während dieser Tätigkeit ändert.

Zusammenfassung

1. Die Stoffwechselsenkung trockenschlafender Landpulmonaten wird besprochen und eine deutliche Diskontinuität des Sauerstoffverbrauchs unter diesen Bedingungen nachgewiesen.

2. *Helix aspersa* verringert bei längerdauerndem Trockenschlaf die äußere Atmung (Öffnung des Pneumostoms) so stark, daß zeitweise das Pneumostom für eine Stunde und länger überhaupt nicht geöffnet wird. Perioden stark eingeschränkter Atmung wechseln dann mit (relativ kürzeren) Phasen erhöhter Atmung ab.

3. Die Untersuchung der Kreislauffrequenz von *Helix aspersa* und *Eobania vermiculata* unter den selben Bedingungen erbrachte grundsätzlich die gleichen Ergebnisse, womit eine ausgeprägte Rhythmik aller genannten Funktionen bei trockenschlafbedingter Stoffwechselsenkung nachgewiesen werden konnte.

Literatur

BELLION, M. (1909): Recherches expérimentales sur l'hibernation de l'escargot. Ann. Univ. Lyon (N. S.) 27.

BURTON, R. F. (1969): Buffers in the blood of the snail, *Helix pomatia* L. Comp. Biochem. Physiol. 29: 919—930.

COMFORT, A. (1957): The duration of life in molluscs. Proc. Malacol. Soc. London 32: 219—241.

DUBOIS, R. (1900): Sur le sommeil hivernal chez les Invertébrés. Ann. Soc. Linn. Lyon (N. S.) 46.

DUVAL, M. (1929): La teneur en gaz carbonique du sang de l'escargot, *Helix pomatia*, au cours de cycle annual. CR. Acad. Sci. 188: 104.

GEBHARDT DUNKEL, E. (1953): Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken. Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol. Tiere 64: 235—266.

HOWES, N. H., and G. P. WELLS (1934): The water relations of snails and slugs. J. exp. Biol. 11: 327—351.

KÜHNELT, W. (1932): Über Kalklösung bei Landschnecken. Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. Tiere 63: 131—144.

— (1955): Typen des Wasserhaushaltes der Tiere. Sitzungsber. Öst. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., I, 164: 49—64.

KÜNKEL, K. (1916): Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg.

MAAS, J. A. (1939): Über die Atmung von *Helix pomatia* L. Z. vergl. Physiol. 26: 605—610.

MACHIN, J. (1964): The evaporation of water from *Helix aspersa*. I. The nature of the evaporating surface. J. exp. Biol. 41: 759—770.

— (1965): Cutaneous regulation of evaporative water loss in the common garden snail *Helix eapersa*. Naturwiss. 52: 18.

— (1966): The evaporation of water from *Helix aspersa*. IV. Loss from the mantle of the inactive snail. J. exp. Biol. 45: 269—278.

MEENAKSHI, V. R. (1956): Physiology of hibernation in the Indian apple-snail *Pila virens* (LAMARCK). Current Science (India) 25: 321—322.

— (1958): Anaerobic glycolysis in the Indian apple-snail, *Pila virens*. J. Zool. Soc. India 9: 62—71.
— (1964): Aestivation in the Indian apple-snail *Pila*. I. Adaptations in natural and experimental conditions. Comp. Biochem. Physiol. 11: 379—386.
MEHLMANN, B., and Th. v. BRAND (1951): Further studies on the anaerobic metabolism of some fresh water snails. Biol. Bull. 100: 199—205.
MENG, K. (1962): Zur Verknüpfung von Atmung und Kreislauf bei *Helix pomatia* L. Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol. 69: 599—608.
NOPP, H. (1965): Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauchs und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. 51: 227—248.
NOPP, H. und A. Z. FARAHAT (1967): Temperatur und Zellstoffwechsel bei Heliciden. Z. vergl. Physiol. 55: 103—118.
PUSSWALD, A. W. (1948): Beiträge zum Wasserhaushalt der Pulmonaten. Z. vergl. Physiol. 18: 116—124.
SPEEG, K. V. Jr., and J. W. CAMPBELL (1968): Formation and volatilization of ammonia gas by terrestrial snails. Amer. J. Physiol. 214: 1392—1402.
WEISCHER, M. L. (1965): Stoffwechselphysiologische Untersuchungen zur Bedeutung des Haemocyanins bei *Helix pomatia* L. Zool. Beitr. (N. F.) 11: 517—540.
WELLS, G. P. (1944): The water relations of snails and slugs. III. Factors determining activity in *Helix pomatia* L. J. exp. Biol. 20: 79—87.
WIT, F. (1933): Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Größe der Atemöffnung bei Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. 18: 116—124.
YSSELING, N. A. (1931): Über die Atmung der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). Z. vergl. Physiol. 13: 1—60.

Dr. H. Nopp, II. Zool. Inst. d. Univ., Luegerring 1, A-1010 Wien.